

松辽盆地似狼鳍鱼属的发现及 骨舌鱼超目的起源

——东北白垩纪鱼化石之一

张弥曼 周家健

大庆油田开发研究设计院油田地质研究室的同志在大庆油田中区检3-22号井深870米处的灰绿色粉砂质泥岩中发现了几件鱼化石,经我们鉴定,认为和我国北方广泛分布的狼鳍鱼(*Lycoptera*)有一定的关系。现将鱼化石简述如下,并对有关问题略加讨论。

标本记述

骨舌鱼超目 *Osteoglossomorpha*

骨舌鱼目 *Osteoglossiformes*

舌齿鱼超科 *Hiodontoidea*

未定科 *fam. incert. sedis*

似狼鳍鱼属 *Plesiolycoptera* *gen. nov.*

特征 体梭形。二顶骨在中线相接。吻部略圆,下颌较突出。眼眶大。口裂大,齿骨长,口缘向后渐增高,不形成高的冠状突。前上颌骨小。上颌骨细长。无辅上颌骨。齿骨、前上颌骨、上颌骨口缘均有锥形齿。鳃盖骨大,前鳃盖骨上枝长,下枝短,间鳃盖骨、下鳃盖骨均小。鳃条骨细,十根左右。椎体外观呈筒状,中部略收缩。有上神经棘和上髓弓小骨。胸鳍位低,大。腹鳍腹位。背鳍起点靠后,仅略前于臀鳍起点。臀鳍基较长。尾鳍分叉,分叉鳍条16根。圆鳞。

大庆似狼鳍鱼(新种) *Plesiolycoptera daqingensis* *gen. et sp. nov.*

特征 同属的特征。脊椎略多于40个。D, IV + 10; A, V + 19; P, 11; C, I + 16 + I₀。

正型标本 一条近于完整的鱼,尾部缺失。古脊椎动物与古人类研究所标本登记号V 4743.1。

其他材料 和正型标本采于同一岩心上的另一条近于完整的鱼,尾部也缺失(标本登记号V 4743.2);同一岩心上的一个头部(V 4743.3)和一个尾鳍(V 4743.4)。

产地及层位 松辽盆地大庆油田中区检3-22井深870米处,姚家组上部,白垩纪中期。

描述 长约50毫米的小鱼,体梭形,最大体高位于腹鳍起点处,体长约为体高的

3.7 倍,为头长的 3.3 倍(图版 I, 1)。

头骨(图版 I, 2, 3; 图 1)——头长约为头高的 1.2 倍。颅顶骨片表面光滑,除感觉管略隆起外,无其他稜脊。额骨长,前部稍窄,向后渐增宽。二顶骨在中线相接。未见上枕骨。眶上感觉管自额骨前端向后延伸,可能进入顶骨并终止于顶骨前部。颞区骨片模糊不清。中筛骨(?)和鼻骨(?)从额骨前端向下弯曲,形成一个侧视轮廓较圆的吻部,这两个骨片联系紧密,它们之间的界线不很清楚,也可能愈合。

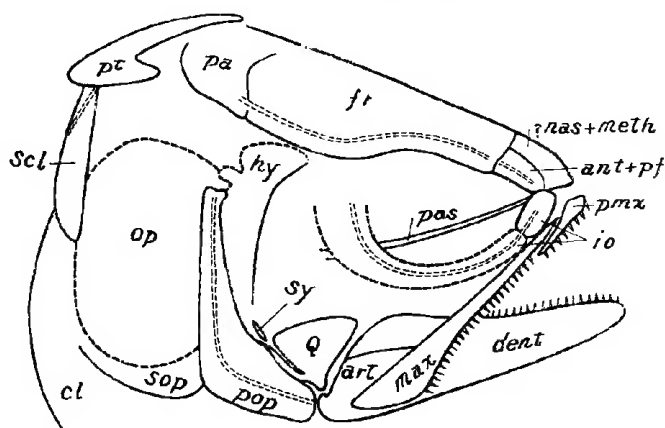


图 1. 大庆似狼鳍鱼 (*Plesiolycopera daqingensis* gen. et sp. nov.) 的头部骨骼

ant + pf——眶前骨+前额骨, art——关节骨, cl——匙骨,
dent——齿骨, fr——额骨, hy——舌颌骨, io——眶下骨,
max——上颌骨, ?nas + meth——? 鼻骨+中筛骨, op——
鳃盖骨, pa——顶骨, pas——副蝶骨, pmx——前上颌骨,
pop——前鳃盖骨, pt——后颞骨, Q——方骨, scl——上
匙骨, sop——下鳃盖骨, sy——续骨。

眼眶大,吻部较短,眶后部分较长。未见眶上骨。弯曲的筛骨—鼻骨(?)之后有一个同样弯曲的宽条形骨片,上面似乎有感觉沟,可能由眶前骨(antorbital)和前额骨(prefrontal)愈合而成。第一眶下骨(泪骨)窄长,前端较宽圆,向后渐变窄,第二眶下骨窄,眼眶后部的眶下骨可能较宽,但并未完全盖住眼眶后缘到前鳃盖骨前缘之间的地区,方骨、续骨、翼骨等均显露。无次眶骨(suborbital),没有看见清楚的膜质蝶耳骨。眶下感觉管沿眶下骨眼缘通过。

鳃盖骨大,由于化石破碎,看不清它的形状。前鳃盖骨上枝长,下枝很短,前鳃盖感觉管在上枝近前缘,在下枝近上缘。下鳃盖骨小,长条形,未见间鳃盖骨,估计亦较小。

口裂大,倾斜,下颌突出,与方骨连接处略后于眼眶后缘。前上颌骨小,上颌骨细长,后下部较扩大,二骨口缘均有锥形齿。未见辅上颌骨。齿骨口缘亦具锥形齿,向后缓缓增高,不形成很高的冠状突,有感觉管沿齿骨下缘通过。关节骨插入齿骨后部,有关节窝与方骨相连,未见隅骨。未见喉板骨。

方骨略呈扇形,前下方有一关节突与下颌关节骨相连,后缘有一细长骨突自关节突向后上方延伸。续骨呈棒状,插入方骨及其骨突之间,上端和舌颌骨下端相连。方骨背面为半圆形片状的后翼骨,前缘和细长弯曲的外翼骨后缘相吻合,内翼骨居眼眶下半部,翼骨

内面均未见齿。副蝶骨横贯眼眶中部,腹面亦未见齿。

舌颌骨被前鳃盖骨、眶下骨遮住,连接脑颅的关节头似为单头。未见其他舌骨。鳃条骨细,十根左右。

脊柱——脊椎略多于40个,其中躯椎约20个,椎体高长约相等,中部略收缩,供脊索穿过的孔较大。背鳍前的神经弧未愈合,背鳍后的愈合。能看到约17对肋骨,长达腹缘。躯椎上自神经弧基部向后上方长出二列很细的上髓弓小骨,头后到背鳍前有一列长条形的上神经棘。

肩带、腰带、鳍——能够看清的组成肩带的骨片有:后颞骨、上匙骨和匙骨。后颞骨具有一个狭长的上枝和短宽的下枝,上匙骨狭长,匙骨大,弯曲。胸鳍位低,较大,约有鳍条11根,第一鳍条粗壮,长达腹鳍起点,不分叉,远端分节,其余鳍条在远端分节分叉。基鳍骨呈长三角形。腹鳍较小,腹位,距胸鳍起点较距臀鳍起点略近。背鳍基短,起点略前于臀鳍起点,鳍条约IV+10根,前三根较短,第四根最长,前四根鳍条不分叉,仅第四根在远端分节,其余鳍条在远端分节分叉,鳍条支持骨11根。臀鳍基较长,鳍条约为V+19,前三根较短,第五根最长,第四根约为第五根长度之半。前五根鳍条不分叉,仅第四、五根在远端分节。其余鳍条在远端分节分叉,支持骨22根。尾鳍分叉中等深,鳍条I+16+I,最外侧两根不分叉,仅分节,其余鳍条自基部分节,远端分叉。尾骨保存极差,不能辨认它的结构。

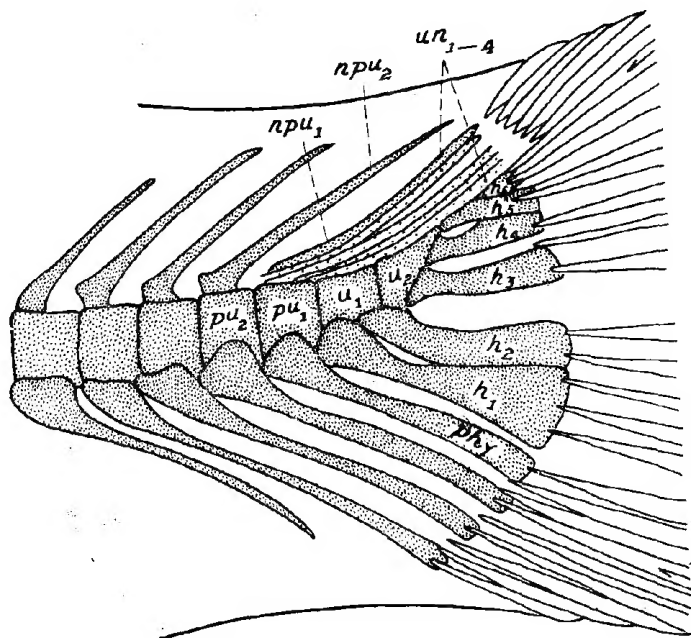


图2. 伍氏副狼鳍鱼 (*Paralycoptera wui* gen. et sp. nov.) 的尾部
h₁₋₆——尾下骨1-6, npu₁₋₂——第一、二尾前椎的神经棘, phy——
副尾下骨, pu₁₋₂——第一、二尾前椎, un₁₋₄——尾神经骨1-4。
箭头所示为最外侧不分叉长鳍条。

鳞——圆鳞,生长纹细密,在一些脱落的破碎鳞片上可以看到,基部有较多的放射纹。

比较 总的看来,大庆的鱼化石很可能是狼鳍鱼-舌齿鱼(*Hiodon*)类群(Greenwood,

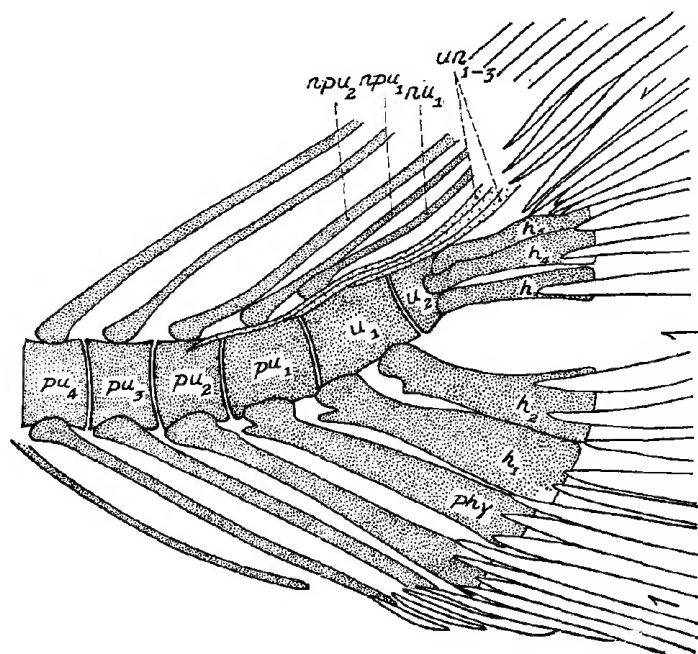


图3. 中华狼鳍鱼 (*Lycoptera sinensis* Woodward) 的尾部
简字说明同图2。

1970) 中的一个成员。它的颅顶结构, 眶上感觉管, 中筛骨和鼻骨的愈合, 圆钝的吻部, 围眶骨的形状, 鳃盖系统的情况(鳃盖骨大, 前鳃盖骨上枝长, 下枝短, 下鳃盖骨、间鳃盖骨小), 颌的结构(齿骨、上颌骨、前上颌骨口缘都有尖锥形齿, 齿骨口缘向后渐增高, 不形成很高的冠状突), 鳃条骨数目(约十根), 椎体形状(有较大的供脊索穿过的孔), 脊椎数目(略多于40), 肌间骨(上神经棘和上髓弓小骨)的存在, 胸、腹鳍形状, 背鳍条数目($IV + 10$), 臀鳍条数目($V + 19$), 尾鳍分叉鳍条数目(16)等方面都和狼鳍鱼、舌齿鱼以及始舌齿鱼(*Eohiodon*)相近。它不具有辅上颌骨, 间鳃盖骨可能很小, 臀鳍较长等特点和舌齿鱼及始舌齿鱼更相近; 它的脊椎数目较少和狼鳍鱼、始舌齿鱼更相近。从上述已知形态特点看来, 大庆的鱼化石和狼鳍鱼、始舌齿鱼、舌齿鱼显然是比较接近的。但翼骨内面和副蝶骨腹面没有发现牙齿这一特点, 又和上述三属有别。根据这一化石和我国北方广泛分布的狼鳍鱼属相似以及化石产地大庆油田, 我们把它命名为大庆似狼鳍鱼(*Plesiolycoptera daqingensis* gen. et sp. nov.)。狼鳍鱼、始舌齿鱼和舌齿鱼都是淡水鱼类, 可以推测, 产大庆似狼鳍鱼的姚家组上部地层也无疑是淡水沉积。

讨 论

骨舌鱼超目是真骨鱼类的一个早期分枝, 目前归入骨舌鱼超目的有骨舌鱼目中的骨舌鱼亚目(*Osteoglossoidei*)、背鳍鱼亚目(*Notopteroidei*)及其中的舌齿鱼超科¹⁾(*Hiodontoidea*), 以及长吻鱼目(*Mormyriiformes*)中的长吻鱼亚目(*Mormyroidei*)。它们的现生种类都是淡水

1) 由于舌齿鱼超科形态及分布方面的特殊性, 又由于本文在涉及背鳍鱼亚目时主要讨论的是舌齿鱼超科, 所以在 这里着重提出这一超科。

鱼类,其中绝大多数生活在南半球的几个大陆上(非洲、澳大利亚、南美洲),和现生肺鱼的分布情况相似,只有舌齿鱼一属分布在北美,背鳍鱼亚科(Notopterinae)和骨舌鱼亚科(Osteoglossinae)的一些代表出现在东南亚。这种分布很可能和肺鱼的分布一样,也是一种残存的分布。骨舌鱼超目的化石发现不多,只有上面提到过的加拿大的始舌齿鱼,印度尼西亚苏门答腊的 *Musperia*,北美怀俄明和澳大利亚昆士兰的 *Phareodus*,以及不久前描述的东非的 *Singida*,都发现在早第三纪淡水沉积中。英国和刚果第三纪地层中的 *Brychaetus* 可能是已知骨舌鱼超目的唯一海生代表。近来,Greenwood (1970)把狼鳍鱼和舌齿鱼作了比较,认为前者也属于骨舌鱼超目。巴西下白垩统的淡水(?)沉积中还有一个骨舌鱼亚目的未描述材料(Patterson, in press)。

近年来,很多作者对骨舌鱼超目的现生和化石代表的许多形态解剖特点(如鳃骨和肌肉、舌弓、鳃条骨、内耳、眶下骨、肠、尾鳍骨等)作了较仔细的观察,并分别在对这些特点观察的基础上,对骨舌鱼超目的系统关系、起源、地理分布和发展作了各种推测和假定。由于常常从某一个特点出发,而骨舌鱼超目化石的稀少又使人们对它的历史的了解存在相当困难,这些推测和假定往往具有一定的片面性。前几年我们描述了浙江的副狼鳍鱼(*Paralycoptera*),最近在松辽盆地又发现了似狼鳍鱼,我们想根据这些化石对骨舌鱼超目的起源和分布也来作一些初步的探讨。我们相信,随着实际资料的积累,通过对这些资料不断进行去粗取精、去伪存真的分析,我们对骨舌鱼超目的认识总会逐渐全面,逐渐接近客观真理的。

1. 上面已经提到,Greenwood (1970)根据亚洲北部中生代晚期的狼鳍鱼属(主要是米氏狼鳍鱼 *Lycoptera middendorffi*, Greenwood 并且认为,戴氏狼鳍鱼 *L. davidi* 即米氏狼鳍鱼的同种异名)和北美现生舌齿鱼属的形态解剖特点的相似,建议把狼鳍鱼科(Lycopteridae)和舌齿鱼科(Hiodontidae)联合组成一个舌齿鱼超科(Hiodontoidea)。根据对戴氏狼鳍鱼的观察,我们认为,把狼鳍鱼和舌齿鱼连系起来的这一看法是能够成立的。由于似狼鳍鱼在松辽盆地的发现,又增加了狼鳍鱼-舌齿鱼类群中的成员。从亚洲东北部侏罗纪晚期的狼鳍鱼、我国东北部松辽盆地白垩纪中期的似狼鳍鱼到加拿大始新世的始舌齿鱼和北美现代的舌齿鱼,无论从形态上、时代上以及地理分布上都形成一个比较连续的序列(插图4)。舌齿鱼超科的早期分布在亚洲,然后很可能和其他陆生脊椎动物采取同样的迁移路线,由亚洲东北部通过白令陆桥(Bering land bridge)进入北美,这一点似乎是没有多大疑问的了。

2. Nelson (1969)讨论了有关骨舌鱼超目的地理历史证据,他主要基于现生骨舌鱼类的南大陆分布,认为它们起源于南大陆,而在亚洲和北美的分布都是次生的,他还寄希望于南极大陆,希望在那里找到解开骨舌鱼超目分布问题的钥匙。

我们认为,骨舌鱼超目的大部分现生种类在南半球的几个大陆上的分布,并不能作为它们必然起源于南大陆的根据。

在研究浙江鱼化石时,我们曾注意到副狼鳍鱼和骨舌鱼亚目(Osteoglossoidei)中的一些种类相似,并指出它们之间有一定的系统关系。从副狼鳍鱼的形态特点看来,特别是它的尾鳍只有15根分叉鳍条(图版I, 4;图2),它的顶骨后部比较宽大,可能不具有颞孔。这些特征,使它很可能是骨舌鱼亚目的一个早期成员。

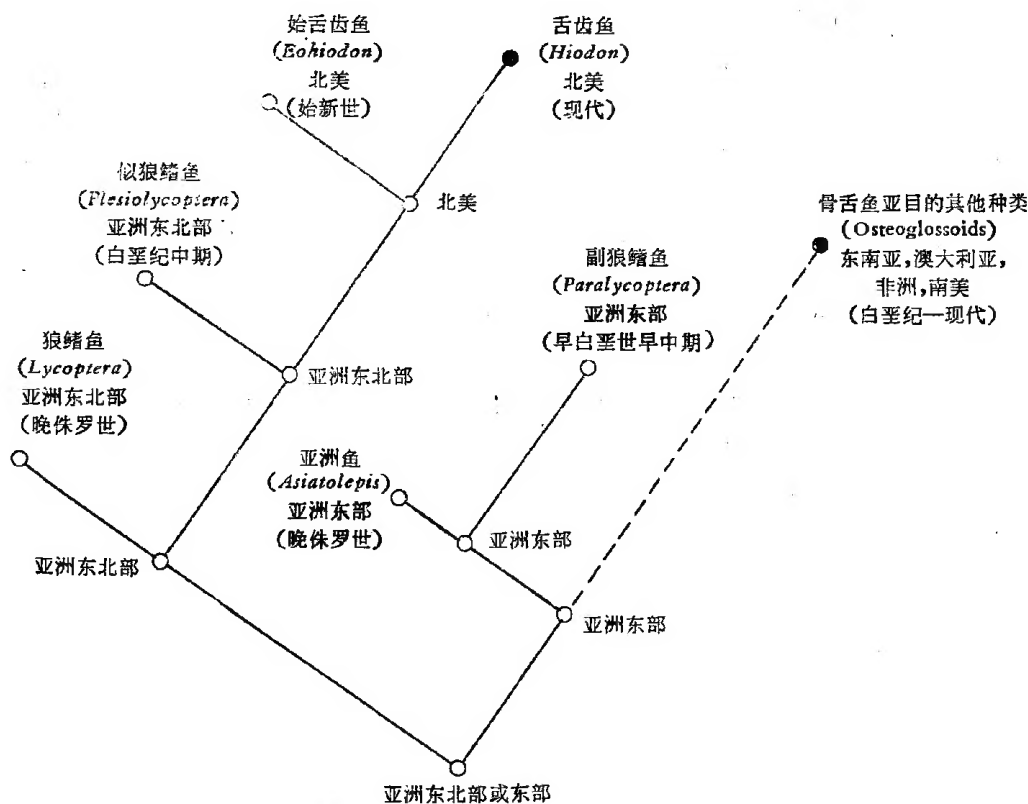


图 4. 骨舌鱼超目部分类群的系统及分布

● 表示现生种类, ○ 表示化石种类及假设的祖先。

同时,我们也观察了狼鳍鱼属中几个主要种的标本,从山东 50 多个中华狼鳍鱼 (*Lycopera sinensis*) 标本中发现,分叉尾鳍条在大部分标本上都是 15 根(图版 I, 5; 图 3),在少数标本上是 14 根,在极个别标本上甚至只有 13 根。刘宪亭等(1963)在描述中华狼鳍鱼时指出,它的尾鳍条是 $I + 15 + I$, 15 根或 15 根以下的分叉尾鳍条是骨舌鱼亚目尾部构造的主要特点之一 (Gosline, 1960)。中华狼鳍鱼的骨片保存虽然较多,但颅顶骨片(特别是顶骨)完整的很少,只在 V 367.13 号标本上看见了一个较完整的顶骨,略呈方形,前后缘约等宽,也不象有颞孔的样子。这些情况都使我们想到,山东的中华狼鳍鱼也很可能已经是骨舌鱼亚目的一个早期成员了。

需要在这里顺便指出的是,高井冬二 (Takai, 1943) 曾根据“肌间骨”的缺失以及脊柱末端不向上歪把中华狼鳍鱼和其它狼鳍鱼分开,定为亚洲鱼属 (*Asiatolepis*)。后来很多作者都指出了高井氏对以上两个特点观察的错误,亚洲鱼属也因此被废弃。根据我们现在的观察,中华狼鳍鱼的分叉尾鳍条数目 (15 或少于 15) 及颞孔的缺失,明显地区别于狼鳍鱼属 (戴氏狼鳍鱼, 分叉尾鳍条 16, 有颞孔), 基于这种情况,我们觉得有必要仍以中华狼鳍鱼为属型种,重新确立亚洲鱼属。它和狼鳍鱼属虽同属于骨舌鱼超目,但狼鳍鱼属是舌齿鱼超科的成员,它却很可能是骨舌鱼亚目的代表了。

因此,除舌齿鱼超科外,骨舌鱼亚目的代表中生代晚期在亚洲东部也已具有较广泛的

分布。可以推测,骨舌鱼超目中不同类群的分化早在侏罗纪晚期或更早一些时候就已经发生,而骨舌鱼超目的最早出现以及它们的分化,很可能就发生在亚洲东部或东北部。在这里,狼鳍鱼、似狼鳍鱼和它们以后传入北美的后裔始舌齿鱼、舌齿鱼构成一个类群(舌齿鱼超科);亚洲鱼、副狼鳍鱼构成另一个类群,它们是后来广泛分布在几个大陆(东南亚、澳大利亚、非洲、南美)上的骨舌鱼亚目的早期代表(图4)。关于骨舌鱼超目的其他类群,由于缺乏充分的化石材料,在这里暂不予讨论。关于骨舌鱼超目的海相起源,目前也还缺乏足够的证据。

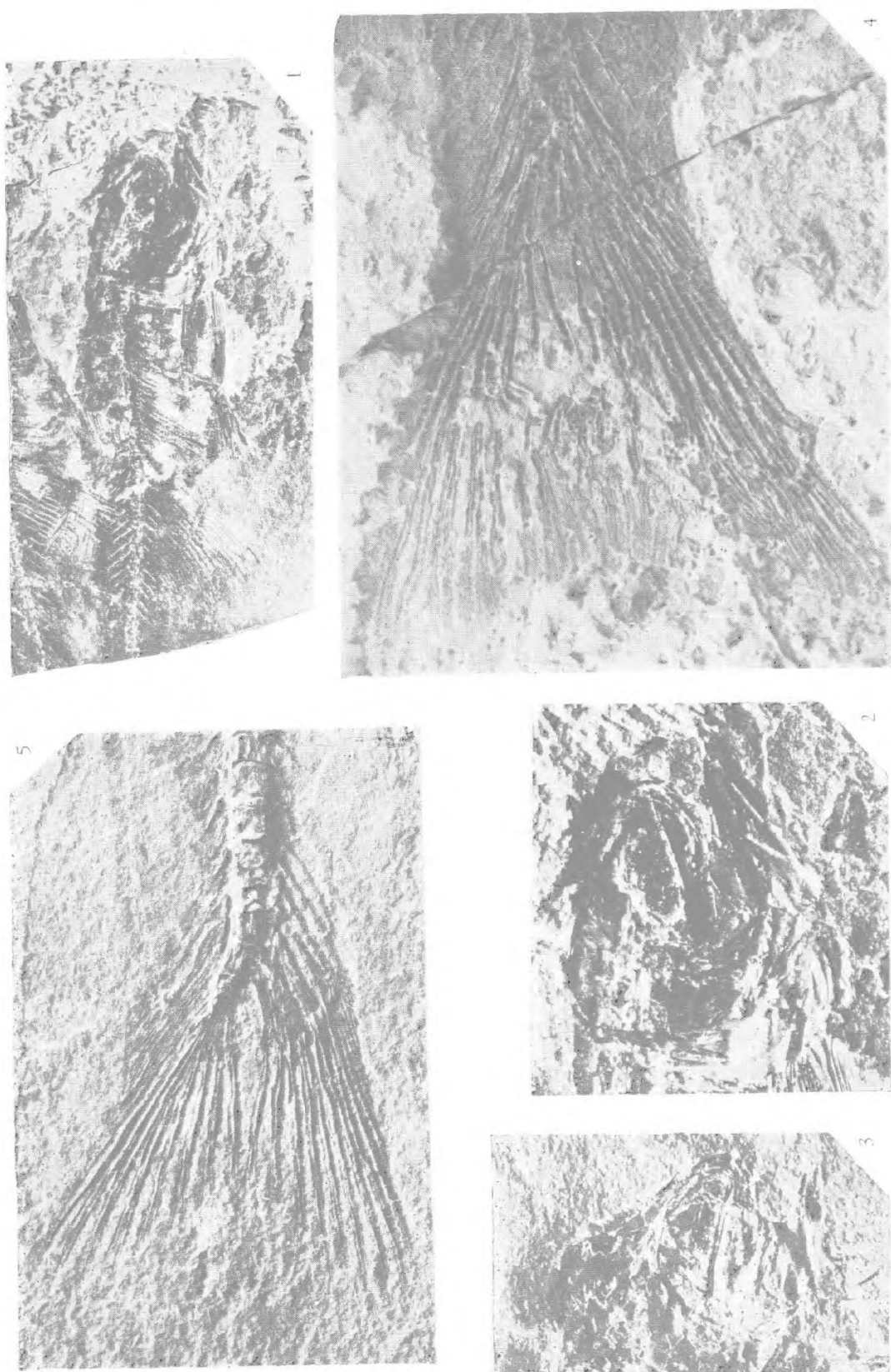
3. 上面曾经提到,除亚洲外,骨舌鱼亚目的早期代表,在巴西下白垩统地层中也有发现,早第三纪澳大利亚、北美的 *Phareodus*、东南亚的 *Musperia*、东非的 *Singida* 目前也都被归入骨舌鱼亚目,但它们之间的关系,它们和更早的以及现生的骨舌鱼亚目成员之间的关系还是不清楚的。但这些资料表明,骨舌鱼超目的成员不仅在早第三纪分布在不同的大陆上(和它们现代的分布接近),而且早在中生代晚期就已经分离地分布在南、北大陆上了(亚洲、南美)。这种分离的分布不仅不能排除骨舌鱼超目起源于北大陆的可能性,并且提出了一个有趣的问题,这个问题和最近几年很热闹的二迭纪的水龙兽 (*Lystrosaurus*) 以及犬颌兽 (*Cynognathus*) 在中国的存在(在其他地方都分布在南大陆上)所提出的问题相仿。我们在把浙江中生代晚期鱼群和巴西及西非的白垩纪鱼群作比较时,也曾经指出了这一点。对这一问题的进一步研究,也将有助于对大陆变迁提供一些有意义的证据。

4. 由于归入骨舌鱼超目的几个类群(骨舌鱼亚目、背鳍鱼亚目、舌齿鱼超科、长吻鱼亚目)主要是根据它们的现生种类形态解剖特征的相似,舌齿鱼超科的北美分布,常常使人对它和其它分布在南大陆上的类群在系统上的一致性发生怀疑。McAllister (1968) 就曾经在研究舌弓的基础上把舌齿鱼科提升到亚目归入鲱形目 (*Clupeiformes*)。从上面的讨论看来,舌齿鱼超科的早期代表(狼鳍鱼等)和骨舌鱼亚目的早期代表(亚洲鱼、副狼鳍鱼等)极其相似,这一事实从化石资料方面支持了骨舌鱼超目(至少是舌齿鱼超科和骨舌鱼亚目)的统一性。

参 考 文 献

- 刘宪亨、苏德造、黄为龙、张国瑞, 1963: 华北的狼鳍鱼化石。中国科学院古脊椎动物与古人类研究所甲种专刊第六号。
- Cavender, T., 1966: Systematic position of the North American Eocene fish "*Leuciscus*" *rosei* Hussakof. *Copeia*, 1966: 311—320.
- Gaudant, J., 1968: Recherches sur l'anatomie et la position systématique du genre *Lycoptera* (Poisson téléostéen). *Mem. Soc. Geol. Fr.*, 40:1—41.
- Gosline, W. A., 1960: Contributions toward a classification of modern isospondylous fishes. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.)*, 6: 325—365.
- Greenwood, P. H., 1963: The swimbladder in African Notopteridae (Pisces) and its bearing on the taxonomy of the family. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.)*, 11: 377—412.
- Greenwood, P. H., 1967: The caudal fin skeleton in osteoglossoid fishes. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, (13) 9: 581—597.
- Greenwood, P. H., 1970: On the genus *Lycoptera* and its relationship with the family hiodontidae (Pisces, Osteoglossomorpha). *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.)*, 19: 257—285.
- Greenwood, P. H., 1973: Interrelationships of osteoglossomorpha. Pp. 307—332, 2 pls, in *Interrelationships of fishes*. (eds P. H. Greenwood, R. S. Miles & C. Patterson). London: Academic Press.

- Greenwood, P. H., Rosen, D. E., Weitzman, S. H. & Myers, G. S., 1966: Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living fishes. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, **131**: 339—456.
- Greenwood, P. H. & Patterson, C., 1967: A fossil osteoglossoid fish from Tanzania (E. Africa). *J. Linn. Soc. (Zool.)*, **47**: 211—223.
- McAllister, D. E., 1968: Evolution of branchiostegals and classification of teleostome fishes. *Bull. natn. Mus. Can. (Biol. Ser.)*, **77**, **221**: 1—239.
- Nelson, G. J., 1968: Gill arches of some teleostean fishes of the division Osteoglossomorpha. *J. Linn. Soc. (Zool.)* **47**: 261—277.
- Nelson, G. J., 1969: Infraorbital bones and their bearing on the phylogeny of osteoglossomorph fishes. *Am. Mus. Novit.*, **2394**:
- Nelson, G. J., 1972: Observations on the gut of Osteoglossomorpha. *Copeia*, **1972**: 325—329.
- Patterson, C., (in press) The distribution of Mesozoic freshwater fishes. *Int. Congr. Zool.* **17**.
- Ridewood, W. G., 1904: On the cranial osteology of the fishes of the families Mormyridae, Notopteridae and Hyodontidae. *J. Linn. Soc. (Zool.)* **29**: 118—217.
- Ridewood, W. G., 1905: On the cranial osteology of the fishes of the families Osteoglossidae, Pantodontidae and Phractolaemidae. *J. Linn. Soc. (Zool.)* **29**: 252—282.
- Takai, F., 1943: A monograph on the lycopeterid fishes from the Mesozoic of eastern Asia. *J. Fac. Sci. Tokyo Univ.*, sec. 2, **6**: 207—270.



1. 大庆似狼鳍鱼 (*Plesiolycoptera daqingensis* gen. et sp. nov.) 正型标本右侧视, V 4743.1, $\times 2$ 。产地: 大庆油田中区检 3-22 井。

2. 同上, 头部右侧视, $\times 4$ 。

3. 大庆似狼鳍鱼头部右侧视, V 4743.3, $\times 4$ 。

4. 伍氏副狼鳍鱼 (*Paralycoptera wu* gen. et sp. nov.) 尾部右侧视, V 2990.20, $\times 4$ 。产地: 浙江天台九里坪。

5. 伍氏副狼鳍鱼 (*Paralycoptera wu* gen. et sp. nov.) 头部右侧视, V 367.13, $\times 3$ 。产地: 浙江天台九里坪。